Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie.

(Aus dem physiologischen Institute zu Prag.)

Sechste Mittheilung.

Über rhythmische, durch chemische Reizung bedingte Contractionen quergestreifter Muskeln.

Von Dr. **Wilhelm Biedermann,**

Privatdocent der Physiologie und erstem Assistenten am physiologischen Institute zu Prag.

Wenn es darauf ankommt, die Einwirkung eines Reizes auf irgend ein irritables Gebilde genau in allen Details zu studiren, so ist es selbstverständlich von grösster Wichtigkeit, sich hinsichtlich der Intensität des angewendeten Reizes innerhalb gewisser, ich möchte sagen „physiologischer“ Grenzen halten zu können, so dass es am Orte der directen Einwirkung nicht zugleich zu einer bleibenden Veränderung oder gar Zerstörung des gereizten Gebildes kommt. So ist es gerade die Möglichkeit, den elektrischen Strom so fein abzustufen, zugleich streng zu localisiren und dabei die gereizte Stelle unversehrt zu erhalten, welche ihm seine so hervorragende Stellung unter den dem Physiologen zu Gebote stehenden Reizmitteln anweist.

Wir befinden uns leider nicht in ähnlich günstiger Lage hinsichtlich der in vielen Beziehungen grosses Interesse darbietenden chemischen Reizmittel, welche in der bei weitem grössten Zahl der Fälle am Orte der Einwirkung zu dem Absterben des gereizten Gebildes führen, selbst wenn die Lösungen so verdünnt genommen werden, dass man sich an der Grenze der Wirksamkeit befindet. Ja es herrschte, wie es scheint, bisher vielfach die Vorstellung, dass es zur künstlichen Erregung durch chemische Substanzen überhaupt nur unter der Voraussetzung kommen könne,

dass die Integrität des gereizten Gebildes durch das Reizmittel rascher oder langsamer vernichtet wird.

So hält es z. B. Hermann[1] bei Besprechung der chemischen Muskelreizung kaum der besonderen Erwähnung werth, „dass alle chemischen Reize die Erregbarkeit local stark beeinträchtigen und bei genügend langer Einwirkung vernichten“.

In diesem Sinne dürfen alle Säuren, unorganische sowohl, wie organische als chemische Reize für den Muskel gelten; das Gleiche gilt von allen ätzenden Alkalien, dem Ammoniak und den Lösungen neutraler Alkalisalze, wenn sie einen gewissen Concentrationsgrad überschreiten und insbesondere der Kalisalze, welche als specifische Muskelgifte bekannt sind.

Es gibt jedoch in der grossen Reihe der bisher als chemische Reize des quergestreiften Muskels erkannten Substanzen eine allerdings nur geringe Anzahl von Stoffen, deren Lösungen bei einem gewissen Concentrationsgrad einen von den Wirkungen der übrigen wesentlich verschiedenen Einfluss auf die contractile Substanz erkennen lassen. Es ist dies jene Gruppe von Körpern, von welchen ich in einer früheren Arbeit[2] gezeigt habe, dass sie bei örtlicher oder allgemeiner Application die Erregbarkeit der Muskelsubstanz ausserordentlich zu steigern vermögen, und als deren Hauptrepräsentanten das $Na_2 CO_3$ und das Veratrin gelten dürfen.

Ich habe an jener Stelle auch bereits der eigenthümlichen, meist rhythmisch erfolgenden Bewegungen eines in verdünnte Lösung von $Na_2 CO_3$ getauchten Sartorius gedacht, ohne jedoch näher auf diese merkwürdige Erscheinung, welche später auch von Kühne[3] unter ähnlichen Umständen beobachtet wurde, einzugehen. Eine genauere Untersuchung der fraglichen Erregungserscheinungen hat mich nun zu Resultaten geführt, welche, wie ich glaube, der Mittheilung werth sind, zumal sie geeignet erscheinen, auf eine Reihe interessanter Beobachtungen Licht zu

---

[1] Handb. der Physiologie. Herausg. von L. Hermann. Bd. I. 1, pag. 105.

[2] Diese Beiträge, IV. Wiener akad. Sitzungsber. Bd. LXXX., 1879.

[3] Unters. aus dem physiolog. Inst. zu Heidelberg. Bd. III, pag. 16.

werfen, welche in neuerer Zeit insbesondere in Ludwig's Laboratorium über rhythmische Bewegungen der vom Vorhof getrennten „Herzspitze“ des Frosches gemacht wurden.

Präparirt man recht sorgfältig und wo möglich bei niedriger Temperatur (0—10° C.) den Sartorius eines vorher stark mit Curare vergifteten und mehrere Stunden im Kalten aufbewahrten grossen Frosches und taucht den in einem Muskelhalter befestigten und vertical herabhängenden, unten durch einen daran gelassenen Knochenstumpf belasteten Muskel, falls er in 0·6% Kochsalzlösung bei etwa 10° C. sich ruhig verhält, sofort oder, wenn Unruhe auftrat, erst nach dem vollständigen Aufhören der Erregungserscheinungen ganz in eine Kochsalzlösung, welcher etwas gewöhnliches alkalisch reagirendes, krystallisirtes Natriumphosphat nebst einer geringen Menge kohlensauren Natrons hinzugefügt wurde (im Liter destillirten Wassers sind enthalten 5 Gr. NaCl, 2 Gr. Na_2 HPO_4 und 0·4—0·5 Na_2CO_3)[1], und die bei niedriger Temperatur erhalten werden muss (3—10° C.), so beobachtet man in der Regel nach einer kürzern oder längern Zeit der Ruhe den Beginn der rhythmischen Thätigkeit des eingetauchten Muskels. Zunächst verräth sich dieselbe in den meisten Fällen durch rasch aufeinander folgende, schwache und wenig ausgiebige, örtlich beschränkte Contractionen, welche in gleicher Höhe von einer grösseren oder kleineren Zahl von Primitivfasern ausgelöst werden. Bisweilen sind die dadurch bedingten Bewegungen so schwach, dass sie sich nur durch ein leises, aber dennoch deutlich rhythmisches Erzittern des eingetauchten Muskels verrathen. Gewöhnlich werden aber diese geringfügigen Erregungserscheinungen bald durch kräftigere und zugleich in langsamerem Rhythmus erfolgende Contractionen derselben oder anderer Faserstellen abgelöst, welche unter Umständen sogar bewirken können, dass sich der Muskel in regelmässigen Pausen nach der Fläche oder

---

[1] Anmerkung. Kühne empfiehlt a. a. O. als indifferente Zusatzflüssigkeit statt der 0·6% Na Cl-Lösung eine Lösung von 5 Gr.NaCl, 2·5 Gr. Na_2HPO_4 auf 1 Liter Wasser. Setzt man diesem Salzgemenge noch etwas Na_2 CO_3 (0·4—0·5 Gr.) zu, so erhält man eine Flüssigkeit, welche besonders geeignet erscheint, die im Texte geschilderten Reizerscheinungen am curarisirten Sartorius hervorzurufen.

Kante im Halbkreis krümmt oder sich gar spiralig zusammenrollt. Wenn dann, wie es nicht selten vorkommt, die Erregung alternirend an irgend einer Stelle der beiden Flächen oder Kanten des bandförmigen Muskels ausgelöst wird, so entsteht oft ein ganz regelmässiges Hin- und Herpendeln desselben. Ich muss gleich hier bemerken, dass ich niemals, auch bei noch so langer Einwirkung der alkalischen Salzlösung (wie ich in der Folge kurz die oben genannte Lösung nennen will), wenn man sicher sein durfte, dass der dünne Muskel in allen seinen Theilen von derselben durchdrungen war, gleichzeitige rhythmische Zusammenziehungen aller Fasern in ihrer ganzen Länge beobachtet habe. Stets handelt es sich so zu sagen nur um mehr oder minder beschränkte örtliche Erregungsheerde. So kommt es sehr oft vor, dass abwechselnd oder auch gleichzeitig an verschiedenen Stellen des Muskels rhythmische Erregungen ausgelöst werden, und je nachdem dann in solchen Fällen der Rhythmus und die Intensität der verschiedenen Einzelreize übereinstimmt oder differirt, kommt es mitunter zu sehr complicirten und in ihren Einzelheiten nur schwer zu erfassenden Bewegungserscheinungen des Muskels. So sieht man nicht selten das Präparat in Pausen von mehreren Secunden nach der einen oder andern Seite pendelnd ausschlagen, während gleichzeitig an irgend einer andern Stelle in viel rascherem Tempo erfolgende rhythmische Contractionen ausgelöst werden; oder es entstehen Zuckungen, welche bei graphischer Verzeichnung sich als zweigipflig darstellen würden, und deren Entstehung dadurch zu erklären ist, dass, wenn eine gewisse Anzahl von Fasern an irgend einer Stelle ihres Verlaufes rhythmisch erregt wird, benachbarte Stellen desselben oder eines andern, den ganzen Muskel in gleichem Sinne bewegenden Faserbündels im gleichen Rhythmus aber nur wenig später in den Zustand der Erregung gerathen. Es herrscht mit einem Worte eine fast unerschöpfliche Mannigfaltigkeit der hier zu beobachtenden, bald interferirenden, bald ungestört neben einander her laufenden Bewegungsformen, welche jedoch das gemeinsam haben, dass an einer und derselben Stelle des Muskels eine gewisse Zeit hindurch ein gleichförmiger Rhythmus der Bewegung und somit auch der Reizauslösung eingehalten wird.

Es kommt nicht selten vor, besonders in späteren Stadien der Einwirkung alkalischer Salzlösung, dass während längerer Zeit immer nur eine Stelle des eingetauchten Muskels in den Zustand rhythmischer Thätigkeit geräth, so dass das Präparat mit der Regelmässigkeit eines schlagenden Herzens immer in einem und demselben Sinne sich bewegt, und man hat dann nicht selten Gelegenheit, ein Phänomen zu beobachten, welches so lebhaft an die von Luciani[1] seinerzeit beschriebene „periodische Function des Froschherzens“ erinnert, dass die Analogie beider Erscheinungen jedem Beobachter sofort auffallen muss. Ich muss leider bedauern, dies nicht durch eine Reihe beigegebener Curven erläutern zu können, allein ungeachtet vieler Bemühungen wollte es mir bis jetzt nicht gelingen, eine einfache Methode ausfindig zu machen, um die scheinbar so kräftigen Contractionen des eingetauchten Muskels graphisch zu verzeichnen. Denn es genügt schon eine selbst sehr geringe Belastung, um dieselben entweder vollständig zu unterdrücken, oder doch in ihrer Grösse derart zu reduciren, dass die Deutlichkeit darunter wesentlich leiden würde. Der eingetauchte Muskel ist eben nahezu gewichtlos und folgt daher dem leisesten Anstoss zur Bewegung, während schon das Herausziehen aus der Flüssigkeit genügt, um die übrigens auch ausserhalb derselben fortdauernden Bewegungen fast unmerklich erscheinen zu lassen.

Im Übrigen sind die hieher gehörigen Versuche so leicht zu wiederholen und die Erscheinung des periodischen Pulsirens so häufig, dass ich mich wohl mit der Beschreibung eines einfachen typisch verlaufenden Falles begnügen darf.

Es tritt die Periodenbildung bisweilen ganz unvermittelt und plötzlich ein, nachdem das Präparat eine Zeit lang in regelmässigem Rhythmus pulsirt hat, indem eine kürzere oder längere Pause die regelmässige Schlagfolge unterbricht; in andern Fällen kündigt sich der Eintritt der in Rede stehenden Erscheinung dadurch an, dass nach einer langen Reihe in gleichmässigem Rhythmus erfolgender Pulsationen die zwischen je zweien derselben befindlichen Pausen allmälig länger werden, ohne dass jedoch die Beschaffenheit der einzelnen Contractionen hierbei

---

[1] Luciani, Ber. d. K. S. Gesellschaft d. Wiss. 1872. p. 11.

irgendwie sich änderte. Endlich erfolgt eine lange Pause, deren Dauer ich zwischen wenigen Secunden und mehreren Minuten schwankend fand, worauf eine grössere oder kleinere Reihe regelmässiger und mit den vorhergegangenen in jeder Beziehung übereinstimmender Pulsationen im ursprünglichen Rhythmus folgt, der, allmälig verlangsamt, einer zuweilen genau ebenso langen Pause Platz macht, wie vorher, worauf abermals eine Serie von Zusammenziehungen folgt u. s. w.

So wechselt das Spiel zuweilen oftmals hinter einander, um schliesslich entweder einem andern Rhythmus zu weichen oder es tritt eine lang anhaltende Pause ein, die wohl auch von rhythmischen Contractionen anderer Fasern oder Faserstellen unterbrochen sein kann, oder aber es verharrt der ganze Muskel in völliger Ruhe, um erst später seine rhythmische Thätigkeit von Neuem wieder aufzunehmen, sei es nun, dass es abermals zur Periodenbildung kommt, oder dass längere continuirliche Reihen regelmässiger Zusammenziehungen an der einen oder andern Muskelstelle ausgelöst werden. Ich zählte oft 100 und mehr kräftige und ganz gleichförmige Contractionen, welche hinter einander in vollständig gleichen Intervallen abliefen.

Wenn es zur Periodenbildung gekommen ist, so findet man die Zahl der die einzelnen Gruppen zusammensetzenden Contractionen in den meisten Fällen ganz gleich, zuweilen nimmt aber auch die Pulszahl in den spätern Gruppen beträchtlich ab. Ich hatte bisher nur jene verhältnissmässig einfachen Fälle der Periodenbildung im Auge, wo nur ein einziger „Erregungsheerd“ besteht und die daraus resultirenden Bewegungen des Muskels sich demgemäss leicht übersehen lassen; es kommt jedoch fast noch häufiger vor, dass an einem und demselben Präparate gleichzeitig an mehreren verschiedenen Orten periodische Erregungen, noch dazu in verschiedenem Rhythmus ausgelöst werden, so dass es dem einzelnen Beobachter dann nicht leicht wird, die ganze Erscheinungsreihe zu übersehen.

Was nun die Frage anbelangt, wie lange sich die vorstehend beschriebenen Erregungserscheinungen an einem in alkalische Salzlösung getauchten mit Curare vergifteten Sartorius beobachten lassen, so ist hervorzuheben, dass bei niedriger Temperatur (nicht über 10° C.) das Spiel rhythmischer Thätigkeit, durch kürzere und

längere Ruhepausen unterbrochen, tagelang beobachtet werden kann. Ich habe bei kühler Aussentemperatur (4—8° C.) eingetauchte Sartorien noch am 4. Tage kräftig und sehr regelmässig pulsiren gesehen und zweifle nicht, dass es unter Umständen gelingen mag, dieselben noch länger erregbar zu erhalten; wenigstens reagirten die betreffenden Präparate zur Zeit, als ich die Beobachtung abbrach, auf elektrische Reizung noch sehr kräftig und zeigten auch im Übrigen ein vom Normalen kaum abweichendes Aussehen. Ich muss jedoch hinzufügen, dass es bei so lange dauernden Versuchsreihen zweckmässig erscheint, die Flüssigkeit öfters durch neue zu ersetzen oder doch wenigstens sich grosser Gefässe zu bedienen. Ich beobachtete nämlich in Fällen, wo nur ein kleines Flüssigkeitsvolum das Präparat umspülte, beim Wechseln der Lösung vielfach den Eintritt eines beschleunigten Rhythmus oder es begann der vorher ruhige Muskel alsbald zu pulsiren. Diese Beobachtung erinnert an die analoge, vielfach constatirte Thatsache, dass die „Herzspitze" des Frosches bei Füllung mit einer frischen Portion Serum oder alkalischer Salzlösung rascher und kräftiger zu schlagen beginnt. Zum Theil dürfte diese Erscheinung, welche, wie ich mich überzeugt habe, nicht durch Temperaturdifferenzen der Lösung bedingt war, in den von mir beobachteten Fällen wohl auch darauf beruhen, dass, wenn eine zu geringe Menge Salzlösung den Muskel umgibt, und an dem anhängenden Knochenstumpfe noch fremde Muskelreste sich befanden, schädliche Zersetzungsproducte der Muskelsubstanz in die alkalische Lösung diffundiren und die Erregbarkeit des Muskels schädigen.

Es scheint aber andererseits, dass eine in gewissem Grade herabgesetzte Erregbarkeit des Muskels für die Auslösung regelmässiger rhythmischer Contractionen unter den genannten Versuchsbedingungen sehr wesentlich ist. Dafür spricht unter anderen auch der später noch zu erörternde Einfluss der Temperatur; aber auch der Umstand kann in gleichem Sinne geltend gemacht werden, dass in einer grossen Zahl von Fällen die rhythmischen Bewegungen des in alkalische Salzlösung getauchten Sartoriuspräparates gerade dann am schönsten hervortreten, wenn der Muskel schon längere Zeit in der Flüssigkeit sich befand, während unmittelbar nach dem Eintauchen der Rhythmus sehr oft

mehr oder minder verdeckt erscheint durch unregelmässige Contractionen und wühlende wurmförmige Bewegungen des Muskels. Ich war anfangs geneigt, diese unregelmässigen Bewegungen ausschliesslich darauf zurückzuführen, dass bei dem allmäligen Eindringen der alkalischen Lösung von der Oberfläche nach dem Innern des Muskels hin, die Erregung in dem Maasse stattfindet, als die einzelnen aufeinanderfolgenden Faserschichten durchtränkt werden. Indessen dürfte dies nicht der einzige Grund sein, indem auch die individuelle Beschaffenheit dabei eine wesentliche Rolle zu spielen scheint. Wenigstens sind mir Präparate vorgekommen, welche ungeachtet der anscheinend günstigsten Bedingungen zu andauerndem regelmässigem Pulsiren nicht zu bringen waren. Vorwiegend schien dies bei Präparaten kleiner Frösche der Fall zu sein, was mich anfangs auf die Vermuthung brachte, es möchte sich vielleicht um eine durch Auswaschen bedingte Beseitigung der Curarewirkung handeln, ein Einwand, dem ich in allen spätern Versuchen durch Zusatz einer kleinen Menge Curare zu der alkalischen Salzlösung, vorbeugte.

Von der Ansicht ausgehend, dass die erwähnten wühlenden, unregelmässigen Zusammenziehungen des Muskels im Wesentlichen durch eine relativ zu hohe Erregbarkeit derselben, beziehungsweise einen zu hohen Alkaligehalt der Lösung bedingt sind, habe ich versucht, durch probeweises Verdünnen der ursprünglichen alkalischen Lösung mit 0·6% NaCl-Lösung eine Flüssigkeit herzustellen, in welcher ein wühlender Muskel regelmässige rhythmische Contractionen zeigen würde, und ich bin in der That in vielen Fällen auf diesem Wege zum Ziele gelangt. So sah ich auch Präparate, welche in der alkalischen Salzlösung von der ursprünglichen Zusammensetzung nur unregelmässige Bewegungen darboten, sofort in einen regelmässigen Rhythmus verfallen, wenn man sie in reine 0·6% NaCl-Lösung tauchte. Allerdings hörten dann die Contractionen gewöhnlich sehr bald ganz auf, da das auslösende Moment, als welches unzweifelhaft das Alkali gelten muss, fehlt.

Einen wesentlichen Einfluss auf den Charakter der Bewegungen, welche ein in alkalische Salzlösung versenkter Sartorius zeigt, besitzt die jeweilige Temperatur derselben.

Es wurde bereits erwähnt, dass, wenn die beschriebenen Pulsationen und insbesondere die Periodenbildung rein und ungetrübt hervortreten soll, eine niedrige Temperatur und demgemäss eine gewisse Herabminderung der normalen Erregbarkeit unbedingtes Erforderniss zu sein scheint. Von dem jeweiligen Erregbarkeitszustande des Präparates hängt es aber ab, welcher Temperaturgrad im gegebenen Falle als der für die Entwicklung der rhythmischen Thätigkeit günstigste anzusehen ist. Meinen ziemlich zahlreichen Erfahrungen zufolge, kann wohl als unterste Temperaturgrenze, bei welcher unter den genannten Versuchsbedingungen überhaupt noch Erregungserscheinungen beobachtet werden, eine Temperatur von 2—4°C. betrachtet werden. Die Bewegungen des Muskels sind unter diesen Umständen zumeist äusserst schwach, was jedoch nicht ausschliesst, dass der Rhythmus immerhin ein ziemlich rascher sein kann. Indessen kommen auch Fälle vor, wo ungeachtet der niedrigen Temperatur sehr kräftige Contractionen des Muskels unter dem Einfluss der alkalisch gemachten Salzlösung ausgelöst werden; dann sind aber stets die Pausen zwischen je zwei Zusammenziehungen sehr lang, zugleich bieten dieselben mehr oder minder ausgesprochen den Charakter gedehnter Zuckungen dar, so dass der Muskel unter Umständen mehrere Secunden lang im Zustande maximaler Contraction verharrt. Bei einer Temperatur von 0—1°C. hören alle Erregungserscheinungen regelmässig auf.

Setzt man die Temperatur der alkalischen Salzlösung, in welcher sich ein lebhaft und regelmässig pulsirender Sartorius befindet, durch Eintauchen des Gefässes in Eiswasser allmälig herab, so kann man mit grosser Deutlichkeit den Einfluss der fortschreitenden Abkühlung auf die rhythmischen Erregungserscheinungen des Muskels verfolgen. Man sieht dann, dass nicht nur die zwischen je zwei Contractionen, welche anfangs noch den Charakter kurzdauernder Zuckungen an sich tragen, befindlichen Pausen mehr und mehr sich verlängern, sondern die einzelnen Zusammenziehungen werden mit fortschreitender Abkühlung immer gedehnter, ohne dass jedoch die Stärke derselben anfangs eine wesentliche Abnahme erkennen lässt, wobei allerdings zu bemerken ist, dass sich dies mit Sicherheit ohne das Hilfsmittel graphischer Verzeichnung nicht wohl beurtheilen lässt. Genau

das umgekehrte Verhalten zeigt ein rhythmisch sich contrahirender Sartorius, wenn die Temperatur der umspülenden Lösung allmälig erhöht wird. Es empfiehlt sich, die Temperaturzunahme recht langsam eintreten zu lassen, da es immer einige Zeit dauert, bevor die Erregungserscheinungen die dem jeweiligen Temperaturgrad entsprechende Intensität erreicht haben. Steigt die Temperatur und mit ihr die Erregbarkeit des Präparates über eine gewisse Grenze (beiläufig 18—20° C.), so wird es gewöhnlich sehr schwierig, sich über das Fehlen oder Vorhandensein rhythmischer Bewegungserscheinungen Rechenschaft zu geben, da dann zumeist jener, bereits mehrfach erwähnte Fall einzutreten pflegt, dass an den verschiedensten Stellen des Muskels gleichzeitig und in verschiedenem, noch dazu meist raschem Rhythmus Erregungen ausgelöst werden, als deren Resultat dann unbestimmte, meist wühlende und bisweilen fast peristaltische Bewegungen des Muskels aufzutreten pflegen. Ehe es jedoch zu diesem extremen Fall kommt, kann man stets mit Leichtigkeit constatiren, dass die Hauptwirkung der Temperatursteigerung darauf beruht, dass einmal der Rhythmus mehr oder weniger beschleunigt wird (unter Umständen wird das Pulsiren so rasch, dass man Mühe hat, die Zahl der Einzelcontractionen zu zählen) und andererseits die einzelnen Zusammenziehungen mehr und mehr den Charakter rascher, bisweilen fast schnellender Zuckungen annehmen. Bringt man einen in alkalischer Salzlösung auf etwa 2—3° C. abgekühlten Sartorius plötzlich in eine Lösung von gleicher Zusammensetzung, deren Temperatur jedoch 16—20° C. beträgt, so tritt mitunter äusserst stürmisches „Pulsiren“ auf, das anfangs noch in ziemlich langsamen Rhythmus erfolgend, allmälig sich immer mehr beschleunigt, dabei immer undeutlicher wird und schliesslich in jenes unbestimmte Wogen des Muskels übergeht, das für einen bestimmten Temperaturgrad, beziehungsweise Erregbarkeitszustand des Präparates charakteristisch ist.

Man kann sich sehr leicht überzeugen, dass es sich bei den vorstehend beschriebenen Versuchen nicht etwa im Wesentlichen nur um thermische Reizung des Muskels handelt, indem man dieselben in genau gleicher Weise mit 0·6% NaCl-Lösung ohne Zusatz von Alkali wiederholt.

Ich habe eine wenn auch nur geringe Anzahl von Versuchen gemacht, bei denen ich mich mit Rücksicht auf später zu erwähnende Versuche von Gaule [1] an der ganglienlosen „Herzspitze“ des Frosches, statt des Zusatzes von Na_2CO_3 zu der Kühne'schen Salzlösung einer wechselnden, aber immer sehr geringen Menge von Natronhydrat bediente; die Erscheinungen blieben zwar im Wesentlichen dieselben, indessen scheinen die Stammesmuskeln auch in höchst verdünnten Lösungen von NaOH verhältnissmässig rasch abzusterben, so dass ich weiterhin von dem Gebrauche derselben gänzlich abstand. Die Reizerfolge wurden durch Zusatz von Pepton, welches nach Gaule die Leistungsfähigkeit des Herzmuskels in hohem Grade zu verbessern vermag, nicht verstärkt, weder in dem Falle, wo die angewendete Salzlösung NaOH enthielt, noch auch dann, wenn Na_2CO_3 den eigentlich wirksamen Bestandtheil bildete.

Ich habe vielfach versucht, durch recht vorsichtigen Zusatz von K_2CO_3 zu 0·6⁰/₀ NaCl-Lösung einen Concentrationsgrad zu finden, bei welchem das genannte Kalisalz eine ähnliche Wirkung auf die Substanz des quergestreiften Skelettmuskels zu äussern vermöchte, wie das Na_2CO_3, eine Voraussetzung, zu welcher früher gelegentlich gemachte Beobachtungen [2] über Auslösung rhythmischer Bewegungen des Sartorius durch Fleischwasser, dessen reizende Eigenschaften hauptsächlich dem Gehalte an saurem Kaliumphosphat zuzuschreiben ist, zu berechtigen schienen. Es sind jedoch meine Bestrebungen nur in geringem Masse von Erfolg begleitet gewesen und gilt dies ebensowohl von den mit K_2CO_3 angestellten Versuchen, als auch von denen, bei welchen ich der 0·6⁰/₀ NaCl-Lösung andere Kalisalze (KCl, KNO_3) in wechselnden Mengen hinzufügte. Bisweilen beobachtete ich zwar im Beginn der Einwirkung der betreffenden Lösungen ein mehr oder minder deutlich ausgesprochenes, rhythmisches Pulsiren an der einen oder andern Stelle des Muskels, gewöhnlich traten aber alsbald ganz unregelmässige Contractionen ein, deren Intensität sich mehr und mehr steigerte und denen Verlust der Erregbarkeit und die Erstarrung des Muskels alsbald folgten. Am besten scheinen diese Versuche

---

[1] Gaule, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1878.

[2] Diese Beiträge, IV.

noch mit recht verdünnten Lösungen von KH_2PO_4 zu gelingen, in welchen der Sartorius bisweilen recht lange regelmässig pulsirt. In stärkeren Kalisalzlösungen kommt es gewöhnlich gleich anfangs zu einer Art Dauercontraction des Muskels, die sich nicht wieder löst und unmittelbar in Erstarrung übergeht. Ähnliches gilt auch im Allgemeinen von den Säuren, welche die zweite grosse Abtheilung derjenigen chemischen Reizmittel der Muskelsubstanz bilden, die zugleich mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen der letzteren bewirken.

Neutralisirt man durch vorsichtigen Zusatz verdünnter Milchsäure die gewöhnlich benützte alkalische Salzlösung, so geräth ein vorher in derselben lebhaft pulsirender Sartorius sehr bald in Ruhe; bringt man das Präparat aber jetzt in frische alkalische Lösung, so beginnt der Muskel wieder, sich rhythmisch zu contrahiren, und man kann auf diese Weise durch abwechselndes Eintauchen in neutrale oder schwach saure und alkalische Salzlösung die rhythmischen Erregungserscheinungen beliebig hervorrufen oder unterbrechen. Es bedarf aber (zum Mindesten von Milchsäure) eines ziemlich bedeutenden Säureüberschusses, wenn diese ihrerseits chemische Reizung des Muskels bewirken soll. Ich habe jedoch auch dann in mehreren Fällen den Muskel deutlich, wenn auch nicht lange anhaltend, „pulsiren“ gesehen. Die bald eintretende „Säurestarre“ bereitet diesen Versuchen aber gewöhnlich ein ziemlich rasches Ende.

Ich will schliesslich nicht unerwähnt lassen, dass es auch eine Anzahl, der Classe der Alkaloide angehöriger Gifte gibt welche auf die Substanz des quergestreiften Skelettmuskels hinsichtlich der Auslösung rhythmischer Bewegungen unter Umständen in ganz ähnlicher Weise einwirken, wie verdünnte Lösungen von Na_2CO_3. Es gehört hieher vor Allem das Veratrin und wie ich hinzufügen kann auch das Digitalin. Dass die erstere Substanz, wie das Na_2CO_3 die polaren Wirkungen des elektrischen Stromes auf den Muskel bei localer Application sehr wesentlich zu beeinflussen vermag, und in welchem Sinne das geschieht, habe ich bereits in einer früheren Arbeit erörtert. Es bleibt mir hier nur übrig, auf die Übereinstimmung aufmerksam zu machen, welche mit Rücksicht auf rhythmische Erregungserscheinungen in dem Verhalten eines in stark verdünnte Lösung von Veratrin. acet.

oder Digitalin in 0·6% NaCl-Lösung und eines in gewöhnliche alkalische Salzlösung getauchten Sartorius besteht. Im Allgemeinen treten die Zusammenziehungen des Muskels bei Einwirkung von Veratrin seltener ein und bleiben auch in der Regel mehr vereinzelt, zu Periodenbildung habe ich es niemals kommen gesehen. Dabei macht sich auch die Eigenthümlichkeit des genannten Alkaloids, die Dauer der Contraction sehr bedeutend zu verlängern, namentlich in den spätern Stadien der Einwirkung in störender Weise geltend, indem dann unter Umständen eine neu ausgelöste Zuckung den Muskel noch in contrahirtem Zustande antrifft und darum einen geringeren Effect erzielt. Das Digitalin besitzt die eben erwähnte Eigenschaft nicht, und sind daher die durch dasselbe bewirkten Erregungserscheinungen besser vergleichbar mit den durch Na_2CO_3 ausgelösten Bewegungen. Dass auch die Muskelfasern des Herzens dem letztgenannten Alkaloid gegenüber ein ähnliches Verhalten zeigen, wie ich es am Sartorius gefunden habe, lehren insbesondere die Versuche von Gaskell.[1]

Alle die vorstehend geschilderten rhythmischen Erregungserscheinungen am curarisirten Sartorius des Frosches, insbesondere aber jene, welche dieser Muskel in einer Na_2CO_3 enthaltenden, alkalischen NaCl-Lösung darbietet, und die unter Umständen mit ausserordentlicher Regelmässigkeit erfolgen, gewinnen ein ganz besonderes Interesse, wenn man sie im Zusammenhang mit einer Reihe in neuerer Zeit von verschiedenen Forschern an dem vom Vorhofe abgetrennten Ventrikel des Froschherzens gemachten Beobachtungen betrachtet.

Seitdem Merunowicz,[2] Rossbach,[3] und in neuerer Zeit Stiènon,[4] Gaule,[5] und Gaskell[6] den interessanten Nachweis geliefert haben, dass auch die ganglienlose „Herzspitze“ des Froschherzens in regelmässige, rhythmische Thätigkeit zu gerathen vermag, wenn gewisse chemische Substanzen der zur Speisung des Präparates benützten, an sich unwirksamen 0·6% NaCl-Lösung

---

[1] Gaskell, Journal of Physiology. Vol. III, pag. 58. f.

[2] Ber. d. K. S. Gesellschaft d. Wiss. 1875. p. 252.

[3] Ebenda, 1874.

[4] Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1878.

[5] Ebenda.

[6] L. c.

beigesetzt werden, ist offenbar die Frage in den Vordergrund getreten, welche anatomischen Bestandtheile der Herzspitze hierbei das primär Erregte sind. Es liegt sehr nahe, hier in erster Reihe die Muskeln in Betracht zu ziehen. Da jedoch unter vergleichbaren Bedingungen eine rhythmische Thätigkeit anderer quergestreifter Muskeln bisher mit Sicherheit nicht nachgewiesen war, musste man mindestens die Möglichkeit einräumen, dass die im Ventrikel verlaufenden Nerven und deren Endorgane unter gewissen Bedingungen die Rolle der von Merunowicz postulirten, aber nicht genauer bezeichneten „automatischen Erreger" der Herzspitze spielen.

Eine solche Ansicht hätte gewiss um so eher Berechtigung gehabt, als durch die Untersuchungen von S. Mayer[1] auch an einigen Skelettmuskeln eigenthümliche, zum Theil rhythmische Bewegungen bekannt geworden sind, welche, wie es scheint, durch veränderte Stoffwechselvorgänge der intramusculären Nerven ausgelöst werden. Ich finde die eben erwähnte Möglichkeit in keiner der oben namhaft gemachten Arbeiten erörtert. Dagegen spricht Bernstein[2] ausdrücklich von einer chemischen Reizung des Herzmuskels, um welche es sich seiner Ansicht zufolge bei den Versuchen von Merunowicz im Wesentlichen gehandelt habe, und Gaskell[3] bezieht die gleichen Erscheinungen auf eine eigenthümliche „tonische" Wirkung, („production of a ‚tonic' condition"), welche das Alkali auf die contractile Substanz des Herzmuskels ausübt.

Ich glaube nun durch die in der vorliegenden Abhandlung mitgetheilten Beobachtungen insbesondere der von Bernstein ausgesprochenen Anschauung eine wesentliche Stütze verliehen zu haben, indem es mir gelungen ist, auch den durch Curare entnervten Skelettmuskel unter fast genau denselben Versuchsbedingungen zu analoger rhythmischer Thätigkeit anzuregen, wie die abgeschnittene Herzspitze in den oben erwähnten Versuchen. Obschon ich nicht verkenne, dass die Zusammenziehungen des mit alkalischer Salzlösung gespeisten

---

[1] S. Mayer, Sitzb. d. k. Akad. d. Wiss., LXXXI. Bd.,

[2] Centralblatt f. med. Wiss. 1876, pag. 385.

[3] L. c. pag. 66 f.

Herzpräparates ungleich regelmässiger und gleichförmiger erfolgen, als die Contractionen des Sartoriuspräparates, wobei insbesondere hervorzuheben ist, dass im ersteren Falle sämmtliche Muskelfasern gleichmässig und gleichzeitig sich verkürzen, während es, wie oben gezeigt wurde, am eingetauchten Sartorius geradezu als Regel gelten darf, dass niemals sämmtliche Primitivfasern sich gleichzeitig und gleichstark contrahiren, sondern vielmehr eine mehr „heerdweise" Erregung stattfindet, wobei ausserdem noch der Rhythmus in den verschiedenen Erregungsheerden in der mannigfaltigsten Weise wechselt, so behält nichtsdestoweniger der Satz seine volle Geltung, dass es nicht eine ausschliesslich dem Herzmuskel als solchem zukommende Eigenthümlichkeit ist, auf gewisse Reize nicht durch eine dauernde gleichförmige Erregung, sondern mit rhythmischer Thätigkeit zu antworten, sondern dass diese Eigenschaft, wenn auch in geringerem Grade den gewöhnlichen quergestreiften Stammesmuskeln ebenfalls zukommt.

Vielleicht ist es sogar eine ganz allgemeine Eigenschaft der Muskelsubstanz, bei allen dauernden Reizen unter gewissen Bedingungen, als welche, wie es scheint, hauptsächlich eine nicht zu hohe Erregbarkeit und geringe Intensität des Reizes gelten dürfen, in einen merkbar rhythmischen Erregungszustand zu gerathen. Es sprechen, wie mir scheint, für eine derartige Auffassung nicht nur die oben beiläufig mitgetheilten Beobachtungen, denen zufolge rhythmische Bewegungen des Sartorius auch im Beginn der Einwirkung verdünnter Lösungen von Kalisalzen und Säuren auftreten, also Substanzen, welche bezüglich ihrer Einwirkung auf die contractile Substanz des Muskels gewissermassen als Antagonisten des Na_2CO_3 in gleich verdünnter Lösung gelten dürfen,[1] sondern auch die Beobachtungen von Hering[2] und Kühne[3] über rhythmische Erregung des Sartorius durch den constanten elektrischen Strom, sei dieser nun vom Muskel selbst geliefert oder künstlich zugeführt.

---

[1] Vergl. diese Beiträge, IV u. V.

[2] Diese Beiträge, I. Sitzb. d. k. Akad. d. Wiss. LXXIX. Bd. 1879.

[3] Untersuchungen aus d. physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. III, pag. 16.

In neuerer Zeit trat auch Ranvier,[1] gestützt auf die Übereinstimmung, welche in den wesentlichsten Zügen im histologischen Bau der quergestreiften Muskelfasern des Herzens und der Skelettmuskeln besteht, für die Ansicht ein, dass die ganglienlose „Herzspitze" ihre Fähigkeit unter Umständen rhythmisch zu pulsiren nicht einer specifischen Eigenthümlichkeit der sie zusammensetzenden Muskelfasern verdanke, sondern dass vielmehr die Rhythmicität auch eine Eigenschaft der willkürlichen Muskeln sei. Indessen waren die Versuche, welche dieser Forscher zur Stütze seiner Anschauung am Gastrocnemius des Frosches anstellte, kaum geeignet, die oben erwähnte Schlussfolgerung in den Augen aller Forscher als beweiskräftig gelten zu lassen. Gegenwärtig dürfte aber, wie ich glaube, Ranvier's Vermuthung kaum mehr einem Widerspruch begegnen, nachdem rhythmische Contractionen willkürlicher entnervter Muskeln unter denselben Versuchsbedingungen nachgewiesen sind, unter denen auch die Herzspitze pulsirt.

Dass es sich bei allen in der vorliegenden Abhandlung beschriebenen Versuchen ausschliesslich nur um chemische Reizung der Muskelsubstanz gehandelt habe, scheint mir kaum zweifelhaft. Indessen wäre immerhin mit Rücksicht auf die durch Hering[2] bewirkte Umgestaltung der Lehre von der chemischen Muskelreizung, noch der Einwand möglich gewesen, dass elektrische, irgend welcher Ursache ihre Entstehung verdankende Spannungsdifferenzen an der Oberfläche des eingetauchten Muskels zu einer Erregung desselben erst dann Anlass geben, wenn die Erregbarkeit unter der Einwirkung des Na_2CO_3 über die Norm gesteigert wird. Gegen diesen Einwand suchte ich mich in mehreren Fällen durch eine möglichst genaue galvanometrische Voruntersuchung des einzutauchenden Muskels zu schützen. Im Allgemeinen darf es aber wohl schon für genügend gelten, den Muskel vor dem Einbringen in die alkalische Lösung auf kurze Zeit in reine 0·6% NaCl-Lösung zu tauchen, um zu erfahren, ob elektrische Spannungsdifferenzen an der Oberfläche vorhanden

---

1 Leçons d'anatomie général: Appareils nerveux terminaux des muscles de la vie organique. Paris 1880.

2 Hering a. a. O.

sind. Dabei kommt es nun zuweilen vor, dass ungeachtet der grösstmöglichen Sorgfalt bei der Präparation und ungeachtet der durch genaue galvanometrische Untersuchung constatirten Stromlosigkeit, manche Sartoriuspräparate in der reinen Salzlösung in rhythmische, kürzere oder längere Zeit anhaltende Thätigkeit gerathen.

Die Bewegungen sind allerdings meist nur sehr schwach und dauern auch niemals lange an. Man wird, so viel ich sehe, dieselben kaum anders zu erklären vermögen, als durch die Annahme einer schwachen, aber für sehr erregbare Präparate genügenden Reizwirkung der 0·6% NaCl-Lösung. Das Gleiche gilt auch von den Zuckungen, welche Kühne[1] an unverletzten Sartorien in der von ihm angegebenen alkalisch reagirenden Salzlösung auftreten sah. Ich möchte schliesslich nur noch mit einigen Worten auf den bereits in der Einleitung hervorgehobenen Unterschied aufmerksam machen, welcher sich in der Wirkungsweise verdünnter Lösungen von Na_2CO_3 und einiger anderen als chemische Reizmittel der Muskelsubstanz bekannten Substanzen und der Säuren und Kalisalze als Hauptrepräsentanten einer anderen grossen Gruppe chemischer Muskelreize in auffallender Weise geltend macht.

Wenn man es als ein nothwendiges Erforderniss betrachten muss, dass ein zu genaueren Untersuchungen geeignetes chemisches Reizmittel der Muskelsubstanz diese letztere am Orte der directen Einwirkung nicht zugleich zerstören oder doch in mehr oder weniger tiefgreifender Weise alteriren soll, so darf man wohl behaupten, in entsprechend verdünnten Lösungen von Na_2CO_3 ein solches zu besitzen. Es ergibt sich dies unmittelbar aus früher von mir mitgetheilten Beobachtungen[2] über die Unfähigkeit derartiger alkalischer Salzlösungen, die contractile Substanz am Orte ihrer Einwirkung negativ elektrisch zu machen, und erfährt eine weitere Bestätigung durch die Untersuchung des Verhaltens der Erregbarkeit eines in solcher Weise behandelten Sartorius. Man wird doch gewiss eine Flüssigkeit, in welcher, wie in der von mir benützten alkalischen Salzlösung ein so zarter Muskel, wie der Sartorius des Frosches, sich tagelang nicht nur seine normale, sondern sogar

[1] Untersuchungen aus d. physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. III, pag. 16.
[3] Diese Beiträge, V

eine wesentlich gesteigerte Erregbarkeit erhält, für mindestens ebenso indifferent zu halten berechtigt sein, wie die gewöhnlich benützte 0·6% NaCl-Lösung, welche seit Hering's Entdeckung[1] der Muskelreizung durch den eigenen Strom ihre frühere Bedeutung als chemisches Reizmittel so ziemlich eingebüsst hat. Wenn nun aber nichtsdestoweniger in einer solchen Flüssigkeit Erregungserscheinungen des eingetauchten Muskels lange Zeit hindurch in gleicher Stärke anhaltend beobachtet werden, so können dieselben gewiss nicht dadurch zu Stande kommen, dass die Erregbarkeit wesentlich schädigende Zersetzungen der contractilen Substanz durch die betreffende Salzlösung bewirkt werden, wie dies bisher vielfach als charakteristisch für das Wesen der chemischen Reizung zu gelten schien. Jedenfalls müsste man annehmen, das die Restitutionsprocesse ungestört ihren Fortgang nehmen.

Das Na_2CO_3 wirkt aber in geeigneter Verdünnung nicht nur nicht schädigend auf die Substanz des quergestreiften Herzmuskels sowohl, wie auch der Stammesmuskel ein, sondern es vermag die gesunkene Erregbarkeit sogar wieder herzustellen, beziehungsweise über die Norm zu steigern, wie in ersterer Beziehung insbesondere die Versuche von Gaskell[2] lehren, welcher die „Herzspitze“ des Frosches abwechselnd mit saurer und alkalischer Salzlösung speiste und hierbei stets die durch erstere beeinträchtigten Contractionen unter dem Einfluss der letzteren wieder bedeutend zunehmen sah. Ich selbst habe oben Versuche mitgetheilt, welche auch für den ausgeschnittenen, rhythmisch pulsirenden Sartorius ein gleiches Verhalten zu beweisen scheinen. Diesen Thatsachen schliessen sich naturgemäss auch die Beobachtungen Roeber's[3] über Erholung ermüdeter Skelettmuskel bei Durchspülung mit durch Na_2CO_3 alkalisch gemachter Kochsalzlösung an, sowie meine eigenen schon mehrfach erwähnten Beobachtungen über gesteigerte Reizerfolge bei elektrischer Durchströmung eines örtlich oder allgemein mit verdünnten Lösungen von Na_2CO_3 behandelten Sartorius.[4]

---

1 Diese Beiträge, I.
2 L. c.
3 Du Bois-Reymond's Arch. 1870, pag. 636. ff.
4 Diese Beiträge, IV.

Es geht aus dem bisher Mitgetheilten, wie mir scheint, zur Genüge hervor, dass dem Na_2CO_3 (und einigen andern weniger genau untersuchten Substanzen) in gewissen Verdünnungsgraden jedenfalls eine Sonderstellung in der Reihe der bekannten chemischen Reizmittel der Muskelsubstanz, die in fast allen Punkten ein geradezu entgegengesetztes Verhalten zeigen, eingeräumt werden muss, und wir können daher dem Satze, dass es Substanzen gibt, welche den Muskel tödten ohne zu erregen, jetzt noch den zweiten hinzufügen, dass es auch Substanzen gibt, welche erregen ohne zu tödten.
